Caldasia 19(3): 487-505

FITOSOCIOLOGIA Y SUCESION EN EL VOLCAN PARICUTIN (MICHOACAN, MEXICO)

JOAQUÍN GIMÉNEZ DE AZCÁRATE CORNIDE

Campus Iztacala, UNAM. Apartado 314. Tlalnepantla 54090 Edo. de México.

MARTHA E. ESCAMILLA WEINMANN
ALEJANDRO VELÁZQUEZ

Laboratorio de Biogeografía Facultad de Ciencias, UNAM. Ciudad Universitaria. 04510 D. F. México.
Dirección para correspondencia Cruz Azul 14 Col. Lázaro Cárdenas. México D.F. 14370 México
CElect: cornide@servidor.unam.mx

Resumen

Se efectuó un estudio fitosociológico de la vegetación presente en el cono y el derrame lávico del volcán Paricutín, 44 años después del cese de su actividad. Siguiendo la metodología sigmatista se realizaron un total de 57 levantamientos de vegetación. Para la definición de las comunidades vegetales se efectuó un agrupamiento de especies y muestras con base en un algoritmo de correspondencia automatizada, Twinspan. Esto permitió diferenciar cuatro grupos, reunidos en sendas tablas de vegetación, que se corresponden con las siguientes asociaciones: (1) *Gnaphalio canescentis-Gaulterietum lancifoliae,* (2) *Gnaphalio semiamplexicaulis-Aegopogonetum cenchroidis,* (3) *Phlebodio araneosae-Elaphoglossetum pringlei* y (4) *Buddleio cordatae-Coriarietum ruscifoliae.* Para cada una se establece su caracterización florística y fisionómica, relación con el ambiente, posición sucesional, variabilidad y sus conexiones con las comunidades vecinas; dicha secuencia se vinculó con la vegetación potencial del territorio circundante. Finalmente, se realizó un análisis de la riqueza florística basado en los levantamientos efectuados.

Palabras clave: Colonización, fitosociología, lava, Paricutín, sucesión primaria.

Abstract

A phytosociologic survey of the current vegetation covering the cone and lava flow of Paricutín Volcano was conducted 44 years after eruption. A cluster analysis of a total of 57 relevés was made using a two-way indicator species algorithm, Twinspan. Four groups were differentiated, which were assembled in vegetation tables and correspond with the following associations: (1) *Gnaphalio canescentis-Gaulterietum lancifoliae*, (2) *Gnaphalio semiamplexicaulis-Aegopogonetum cenchroidis,* (3) *Phlebodio araneosae-Elaphoglossetum pringlei* y (4) *Buddleio cordatae-Coriarietum ruscifoliae*. A detailed description for each of the associations is provided including physiognomy and floristic characterization, its relationship with environmental factors, its successional position and its conections with the neighboring communities; each sequence is related to the surrounding territory's potential vegetation. Finally, an analysis of the floral richness based on relevés was carried out.

Key words: Colonization, lava, Paricutín, phytosociology, primary succession.

Introducción

Es bien conocido el efecto que la actividad volcánica provoca en la fisionomía de la región afectada. El aporte de materiales ígneos de distinta naturaleza a la atmósfera y su posterior depósito sobre la superficie, provocan alteraciones de diversa magnitud sobre la geomorfología, el suelo, la vegetación y la fauna. La superposición de lavas y cenizas sobre la superficie primitiva trae consigo la alteración del paisaje y la formación de un nuevo sustrato. Éste tiende a ser ocupado por una serie de comunidades pioneras que conllevan a una sucesión primaria, lo que trae consigo una serie de cambios tanto en la estructura y composición florística, como en las condiciones ambientales (Krebs 1978).

De los estudios botánicos llevados a cabo en ambientes volcánicos recientes, destacan los realizados en el volcán Katmai, Alaska (Griggs 1933), los cráteres de Moon National Monument, Idaho (Eggler 1941), el volcán Jorullo, México (Eggler 1959), el volcán Arenal, Costa Rica (Vargas 1985), el volcán Nevado del Ruiz, Colombia (Salamanca 1991), la Isla de Tenerife, España (Rivas-Martínez et al. 1993, Beltrán 1994) y el volcán Ksudach, Kamchatka (Grishin et al. 1996), entre otros.

Ya dentro del territorio mexicano hay que mencionar los trabajos efectuados en los diferente derrames volcánicos localizados preferentemente al sur del Valle de México, caso de los efectuados por Rzedowski (1954) y Cano Santana & Meave (1996) en el derrame del Xitle, vertiente septentrional de la Sierra del Ajusco, o el de Espinosa (1962) en la vertiente sur de la Sierra Chichinautzin. En lo referente al volcán Paricutín se han realizado investigaciones tanto en aspectos geomorfológicos como botánico-ecológicos. Dentro del primer grupo destacan los realizados por Segerstrom & Gutiérrez (1947) en donde se comenta la actividad volcánica durante la erupción; Segerstrom (1950) referente a los procesos erosivos desencadenados; y Luhr & Simkin (1993) quienes hacen una recopilación acerca de la historia, geología y ecología del volcán. Los trabajos de botánicos y ecólogos se centraron en el estudio de los primeros estadios de la sucesión vegetal acontecida tras el cese de actividad del volcán; además aportan listados florísticos que fueron enriquecidos con los años a medida que las condiciones bióticas del lugar mejoraron (Eggler 1948, 1959 y 1963, Segerstrom 1960, Beaman 1960; Rejmanek et al. 1982).

De todos ellos, el trabajo concerniente al volcán del Teide, en la Isla de Tenerife, presenta un análisis fitosociológico de la vegetación en el que se establecen dos asociaciones y las relaciones sucesionales con la vegetación circundante. En el estudio del derrame del volcán Arenal se tiene en consideración la dinámica sucesional de la vegetación desde el punto de vista fisionómico-estructural y florístico, y establece su relación con los factores del medio, en especial suelo y clima. En el del volcán Ksudach se estudian los procesos de sucesión primaria y secundaria desencadenados y su relación con la colonización vegetal y el grado de desarrollo del suelo. Los enfoques considerados en estos trabajos son abordados aquí para caracterizar y tipificar los diferentes estadios sucesionales que se presentan actualmente en el volcán Paricutín, y cuyas particularidades se comentan posteriormente.

De acuerdo con el modelo de heterogeneidad de ciclos propuesto por Armesto et al. (1991), en el marco temporal esta situación se corresponde con el período de alta heterogeneidad, caracterizado por la invasión y establecimiento de especies, el cual sucede y antecede a los períodos de baja heterogeneidad caracterizados por la exclusión de especies. Esta situación encaja en ambientes como el del Paricutín, en donde se están desarrollando procesos de sucesión primaria acordes con la colonización primaria o recolonización de los diferentes ambientes.

En el área estudiada intuimos el mecanismo de facilitación propuesto en el modelo de sucesión de Connell & Slatyer (1977), el cual está basado en el papel modificador del medio ejercido por los colonizadores primarios; ello va a facilitar la sustitución de unas especies por otras y, consecuentemente, de unas comunidades por otras. Así, es posible reconocer la distinta posición de las asociaciones vegetales, en el sentido de Drury & Nisbet (1973), basada en el tamaño y número de especies, en su complejidad y en su disposición estructural.

La reciente formación del volcán Paricutín representa un medio excepcional para analizar el comportamiento sucesional de las comunidades vegetales pioneras que se han establecido durante las últimas décadas, situación que se discute teniendo en cuenta tanto la información reciente aquí presentada, como la recopilada en trabajos anteriores.

El principal objetivo de este trabajo es el estudio de los diferentes estadios de sucesión vegetal que se están produciendo en las cenizas y lavas del Paricutín; vinculado a lo anterior se presenta un modelo de sucesión basado en el análisis florístico y ecológico. Para todo ello contamos con las valiosas referencias de los botánicos anteriormente citados y cuyas últimas aportaciones datan de hace 20 años (Rejmanek et al. 1982).

Localización y marco fisiográfico

El volcán Paricutín se localiza en el centro-occidente del estado de Michoacán a los 19° 30' Norte y los 102° 15' Oeste, alcanzando una altitud de 2785 m. Fisiográficamente se encuentra dentro de la subprovincia Neovolcánica Tarasca, la cual pertenece a Provincia del Eje Neovolcánico. Esta cadena montañosa atraviesa la república mexicana a lo largo del paralelo 19°, y se caracteriza por su vulcanismo reciente (Plioceno-Cuaternario) (INEGI, 1985). Administrativamente se reparte entre los municipios de Calzontzin, Tancítaro y Nuevo San Juan Parangaricutiro.

Antes de la formación del volcán, acontecida entre el 20 de febrero de 1943 y el 4 de marzo de 1952, el territorio que actualmente ocupa estaba dominado por milpas y bosques de pino-encino (Eggler 1959, Yarza 1992). En sus inmediaciones se alzan otros volcanes de períodos anteriores entre los que destacan el cerro Prieto (3200 m), el cerro Angahuan (3290 m), el cerro Cuzato (2810 m) y el volcán Tancítaro (3845 m).

Durante su formación se produjeron una serie de eventos extrusivos: explosiones, flujos lávicos, expulsión de cenizas y gases, etc., los cuales han sido descritos de manera amplia y precisa por Segerstrom (1950), Eggler (1948, 1959) y Rees (1979), principalmente. Tales eventos han provocado la construcción de un cono cinerítico de 410 m de altura y un derrame lávico de 24.8 km con un grosor que oscila entre 3 y 242 m (Rees 1979); simultáneamente han provocado la desaparición o deterioro de la vegetación circundante debido a su quema parcial o total y a su defoliación, principalmente (Luhr & Simkin 1993).

Consecuentemente el paisaje circundante se ha visto modificado en muy distinta medida, pudiéndose diferenciar tres grandes unidades de acuerdo con Eggler (1959): una corresponde con el territorio directamente afectado por el derrame lávico (malpaís) y por el acumulo de carbones y cenizas (cono volcánico). En esta área es donde se desarrollan los procesos de sucesión primaria de la vegetación. La segunda unidad fue afectada en distinto grado por la lluvia y el depósito de cenizas; sus efectos se produjeron de forma irregular debido a la diferencial influencia combinada del viento y del relieve (Lowdermilk 1947). En esta área la vegetación original, fundamentalmente forestal, se encuentra en la actualidad totalmente recuperada del impacto, habiendo sobrevivido mejor las especies frondosas que las coníferas (Eggler 1959). Por último, está el territorio muy poco o nada afectado por el reciente depósito de cenizas. Dichas unidades reconocidas pueden relacionarse con las propuestas por Luhr & Simkin (1993) quienes reconocieron cuatro zonas en función del daño causado a la vegetación: zona total de muerte, cercana a la muerte total, primera zona de supervivencia parcial y segunda zona de supervivencia parcial. Un croquis de la distribución de la lava y de la profundidad de las cenizas en el territorio afectado es presentado por Eggler (1948).

En la primera de las unidades mencionadas es donde se ha dado mayor énfasis al estudio de campo. Dependiendo de la naturaleza física del sustrato, podemos diferenciar por un lado las graveras y canchales de basaltos de diferente diámetro que recubren las laderas y el cráter del volcán. El resto de la zona de estudio está caracterizada por presentar un lecho de lava volcánica conformado por bloques basálticos de diferentes tamaños con superficie rugosa y/o filosa. Sobre las hondonadas del interior de la corriente, en los intersticios y en las fisuras de la roca se ha depositado una capa de cenizas de desigual potencia; este proceso, unido a la acción meteorizante de los agentes atmosféricos, ha favorecido las condiciones para el asentamiento de la vegetación primocolonizadora. Esta situación también se ha dado en las laderas y en el cráter del cono. En cualquier caso el ritmo y la velocidad de la colonización dependerá de los diferentes regímenes de disturbio (meteorización, erosión, sedimentación) propios de cada biotopo. Estos procesos antes señalados han acelerado la revegetación del sustrato, fenómeno que Eggler (1959) ya intuía en sus observaciones.

Los suelos más representativos de la zona circundante al volcán son los andosoles, ricos en materia orgánica, ligeros y esponjosos, con textura migajón-arenosa, buena permeabilidad, pH ligeramente ácido y presencia de alófano en la fracción mineral (INEGI 1985). En las gleras y malpaís del volcán únicamente están representados los litosoles con diferente grado evolutivo. Tan solo en las depresiones donde se ven favorecidos los procesos de edafogénesis, es posible reconocer regosoles. En cualquier caso, cabe esperar que la meteorización de las lavas y piroclastos expulsados tienda a la formación de tipos de suelos semejantes a los de la zona circundante (Rees 1979).

Con base en la clasificación climática de Koeppen modificada por García (1973) para México, en la zona estudiada se pueden diferenciar dos tipos de climas. En las zonas bajas entre los 2200 m y 2500 m se presenta el clima de tipo (A) C (w2) (w) (b) considerado como el más húmedo de los templados semicálidos, con lluvias en verano mayores al 55% y precipitación invernal menores al 5%; el verano es fresco y largo y la temperatura del mes más caliente es menor a los 22°C; la oscilación de la temperatura anual es menor a 5°C y el mes más cálido es antes de las lluvias. Por encima de los 2500 m y hacia la cumbre del volcán domina el clima de tipo C (w2) (w) (b); éste se corresponde con el más húmedo de los templados subhúmedos, con lluvias en verano, porcentaje de lluvia invernal menor de 5% de la anual, verano fresco y largo, temperatura del mes más caliente entre 6.5 y 22°C.

Siguiendo la clasificación de la geo-biosfera propuesta por Walter (1985), la zona de estudio se incluye dentro del zonobioma II Tropical con lluvias de verano. Labat (1985), en un estudio bioclimático del estado de Michoacán, caracteriza el área como de clima tropical húmedo con estación seca media (menos de seis meses secos) y temperatura media del mes más frío inferior a 11°C.

Métodos

Con el fin de identificar los ambientes presentes en el cono y malpaís del Paricutín, se efectuaron una serie de recorridos previos; en función de aspectos como fisionomía y estructura de la vegetación, especies dominantes y tipo de sustrato, se establecieron cuatro tipos de hábitats que se corresponden con tipos de vegetación dominados por herbáceas (vegetación casmofítica y pastizales) y por arbustos (matorrales). La caracterización de la vegetación se realizó siguiendo el método fitosociológico de la escuela Zürich-Montpelier (Werger 1974, Braun-Blanquet 1979), basado en levantamientos florísticos y su posterior reunión en tablas de vegetación. El área de cada uno de los levantamientos se basó en el concepto de homogenidad (Westhoff & van der Maarel 1973). El número de levantamientos efectuados varió de acuerdo a la ocupación relativa de cada hábitat en el área muestreada. La caracterización bioclimática del territorio se llevó a cabo de acuerdo con Rivas-Martínez (1995).

Para cada levantamiento se registraron datos ambientales como altitud, orientación, inclinación, tipo de sustrato y cobertura por estratos (liquénica, muscinal, herbácea, arbustiva y arbórea), además del inventario florístico con sus correspondientes estimaciones de cobertura expresados en porcentaje. Todos estos datos de campo fueron tomados entre los meses de agosto y noviembre de 1996.

Los levantamientos fueron agrupados con base en la afinidad florística usando el algoritmo de correspondencia automatizado Twinspan (Two-Way Indicator Species Análisis, Hill 1979); de esta manera se definieron las diferentes unidades jerárquicas fitosociológicas de clasificación divisiva considerando la abundancia de las especies. Se utilizaron los niveles 1, 5, 10, 20, 40, 60 y 80 que determinan un intervalo de valores de abundancia. Tres divisiones fueron suficientes para obtener una clasificación fitosociológica de nuestros datos, a nivel de asociación. Con base en este resultado se elaboró un dendrograma basado en el grado de afinidad de las especies y muestras, a partir del cual se efectuó la clasificación de las comunidades (Figura 1).

En la caracterización de cada una de las comunidades se han tenido en cuenta las sugerencias dadas por Izco (1981), referentes a aspectos fisionómicos, florísticos, corológicos, bioclimáticos, sintaxonómicos, etc. Además se definen las especies bioindicadoras características de cada asociación. Los aspectos nomenclaturales de los sintaxones propuestos se siguen las recomendaciones del código de nomenclatura fitosociológica (Izco & Del Arco 1988).

En la determinación de la flora fanerogámica se ha seguido la flora de Nova Galicia (Mc Vaugh, 1909) y la flora del Valle de México (Rzedowski & Rzedowski 1979, 1985 y 1990). En caso necesario se recurrió a especialistas para la confirmación de los ejemplares recolectados. La determinación de los pteridófitos se hizo siguiendo las floras de Michel & Beitel (1988), Smith (1981) y Davidse et al. (1995). El conjunto de la flora referida en las tablas fitosociológicas está respaldada con su correspondiente pliego que en la actualidad se procesa para su incorporación en el Herbario de la Facultad de Ciencias de la UNAM (FCME).

Resultados

ANÁLISIS BIOCLIMÁTICO. El análisis se realizó con base en la clasificación bioclimática de la Tierra propuesta por Rivas-Martínez (1995), que establece una zonación altitudinal de pisos bioclimáticos y su correlación con los pisos de vegetación reconocida en un territorio.

Ante la ausencia de estaciones meteorológicas en la zona de estudio, se tomaron como referencia los datos de las estaciones de su entorno: Uruapan (1634 m), Tzindio (1850 m), Pátzcuaro (2043 m) y El Durazno (2340 m). El análisis e interpretación de los índices y la aplicación del gradiente térmico vertical establecido en 0.6°C/100 m, comprobado y utilizado en la región por Labat (1985), permite caracterizar bioclimáticamente la zona estudiada. Se presentan los diagramas bioclimáticos de la primera y cuarta estación elaborados con el programa Bioclima (Alcaraz 1993) (Figura. 2).

A partir del análisis de los índices obtenidos para cada estación, se puede concluir que la zona de estudio presenta un bioclima tropical pluviestacional (Trps); el entorno donde se localiza el volcán Paricutín presenta un termotipo mesotropical (índice de termicidad -It- entre 490 y 321), y un ombrotipo húmedo (Índice ombrotérmico -Io- entre 5 y 10) que localmente llega a hiperhúmedo (Io entre 10 y 20). Bajo estas condiciones la vegetación potencial está representada por el bosque mixto de pino-encino. A medida que se desciende hacia el piso termotropical húmedo o hiperhúmedo, dicha potencialidad tiende a ser sustituida por el bosque mesófilo de montaña, situación que se presenta en las cañadas; por el contrario al aumentar la altitud y descender la temperatura, tiende a aparecer el piso supratropical de ombroclima húmedo y puntualmente hiperhúmedo. La vegetación potencial de este piso está representada por el bosque de oyamel (*Abies religiosa*) en zonas esciófilas de umbría, o por los bosques de *Pinus spp.* en las áreas más iluminadas.

ANÁLISIS DE LA VEGETACIÓN. Mediante los inventarios florísticos y ecológicos efectuados en cada uno de los diferentes ambientes reconocidos, y a través de su análisis comparativo, se propone la caracterización florística de las distintas comunidades vegetales que se corresponden con diferentes estadios dinámicos de la vegetación. Consecuentemente se

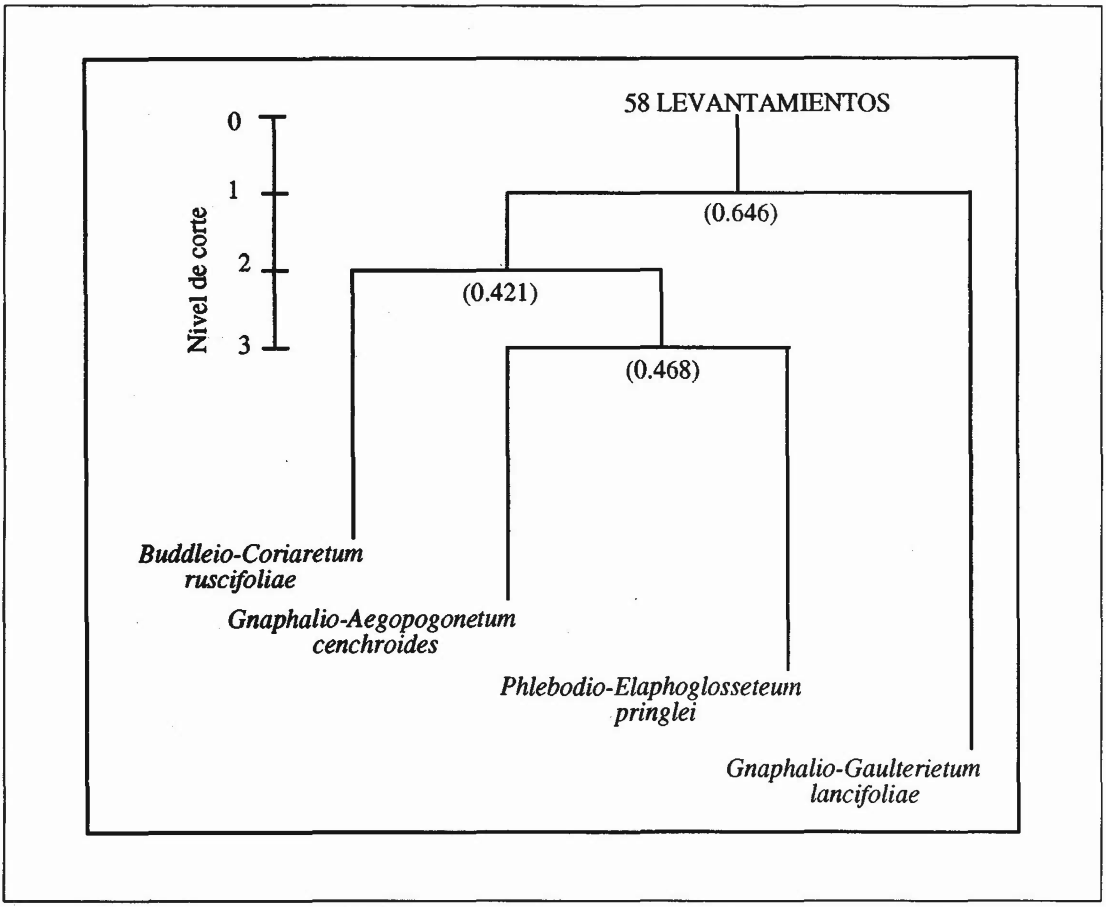
58 LEVANTAMIENTOS
Nivel de corte
0
1
2
3
(0.646)
(0.421)
(0.468)
Buddleio-Coriaretum ruscifoliae
Gnaphalio-Aegopogonetum cenchroides
Phlebodio-Elaphoglosseteum pringlei
Gnaphalio-Gaulterietum lancifoliae

Figura 1. Dendrograma de afinidad entre las asociaciones. Los valores entre paréntesis representan el grado de (di) similitud.

pueden establecer cuáles son las relaciones sucesionales entre las comunidades y cuáles son las causas que las determinan.

El análisis de clasificación automatizada, realizado con base en la abundancia y con tres niveles de corte o división, permitió distinguir en la primera división dos grandes grupos de inventarios con grado de afinidad significativo (eigenvalue de 0.646), separándose los asignados a la comunidad del cono, *Gnaphalio-Gaulterietum lancifoliae,* de los efectuados en el derrame lávico. En el segundo nivel de división se diferencian aquellos levantamientos que se asignaron a la comunidad preforestal, *Buddleio-Coriarietum ruscifoliae,* de las otras dos comunidades (eigenvalue de 0.421). En el tercer nivel de corte (eigenvalue de 0.468), se distingue la comunidad dominada por pteridófitos, *Phlebodio-Elaphoglossetum pringlei,* de la *Gnaphalio- Aegopogonetum cenchroidis.* (ver Figura 1).

A lo largo del cono y malpaís del volcán Paricutín, se presenta una alternancia heterogénea de hábitats. A este respecto Eggler (1959) ya enfatizaba la naturaleza diferente de la flora que encontraba en distintos enclaves del derrame lávico, aportando una escueta relación de taxones.

Siguiendo la técnica de ordenación del análisis de correspondencia distendido (DCA) se encuentra

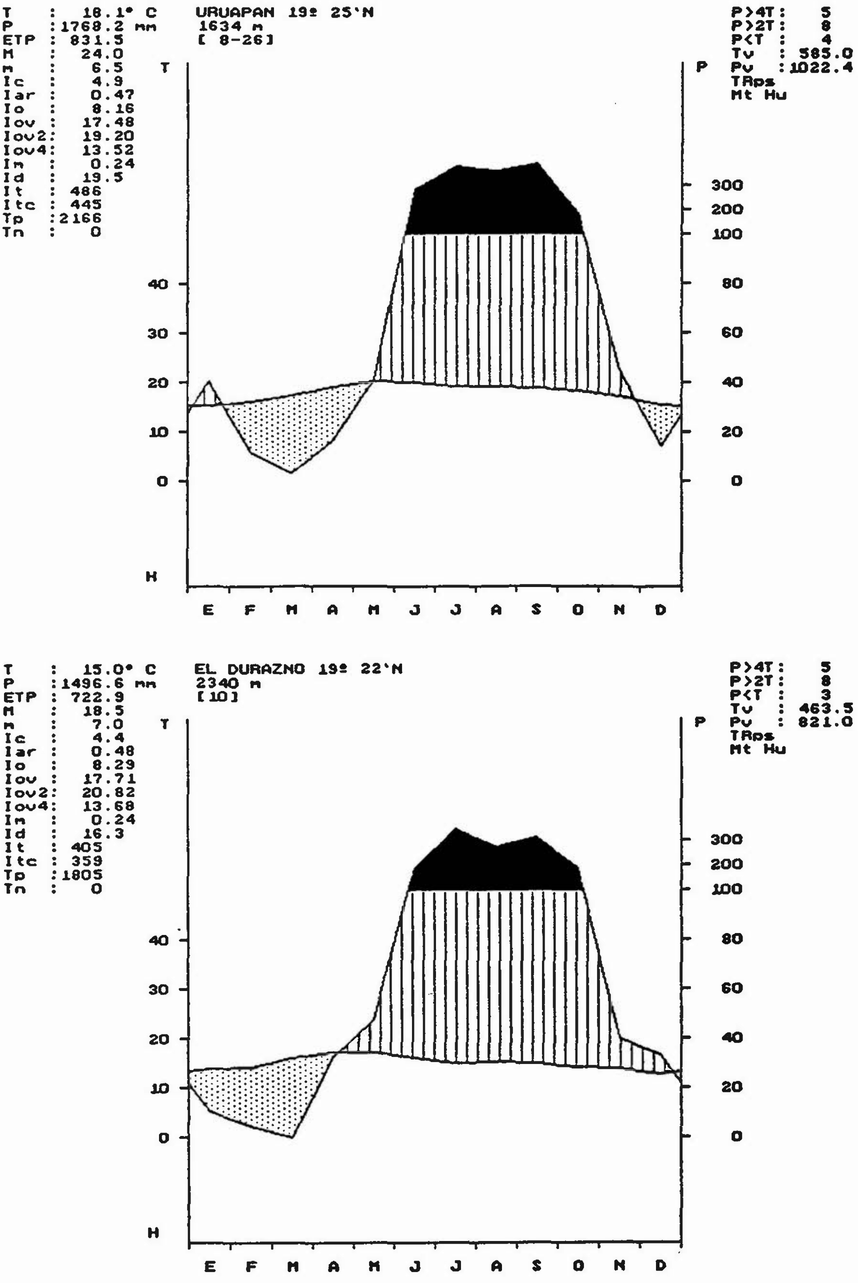

Figura 2. Diagramas bioclimáticos de las estaciones meteorológicas de Uruapan y El Durazno, elaborados con el programa Bioclima (Alcaraz 1995). En el extremo superior izquierdo se proporcionan los datos de temperatura media anual (T), precipitación medial anual (P), evapotranspiración (ETP), media de las máximas del mes más frío (M), media de las mínimas del mes más frío (m) y los diferentes índices bioclimáticos calculados.

que de las variables ambientales registradas, la altitud y la inclinación fueron determinantes en la distribución de las comunidades del cono; para el derrame las distintas situaciones reconocidas están condicionadas por el tamaño y el grado de meteorización del sustrato y por el nivel de luminosidad. De esta manera, se consideran cuatro hábitats principales sobre los cuales se instala una particular vegetación asociada: arenas y gravas, grietas y fisuras, hondonadas y vaguadas y, por ultimo, pedreras.

Estas situaciones se relacionan con los grupos de levantamientos del análisis de clasificación y que corresponden a las asociaciones vegetales que hemos agrupado en pastizales xerófilos, comunidad casmofítica y matorral preforestal, todas las cuales presentamos seguidamente. La categorización de las especies sigue criterios basados en su relación con las condiciones ecológicas particulares de cada medio, esto es, en su valor bioindicativo como cenobionte de cada comunidad. Por ello una misma especie puede aparecer en varias tablas formando parte de diferente niveles jerárquicos.

Gnaphalio canescentis-Gaulterietum lancifoliae ass. nova

(Tabla 1. Levantamiento Tipo: 2)

Pastizal psicroxerófilo y pionero colonizador de las gravas y areneras que recubren las faldas y el cráter del aparato volcánico. Fisionómicamente presenta un estrato herbáceo bajo y uno arbustivo discontinuo y poco denso; el primero está dominado por biotipos herbáceos y camefíticos decumbentes, cuya cobertura promedio oscila alrededor del 50%. Superficies pedregosas o arenosas descubiertas de vegetación se intercalan entre los componentes de la comunidad dándole un aspecto abierto. Dichas áreas pueden estar parcialmente cubiertas por musgos y líquenes cuya cobertura promedio es de 20% y 5% respectivamente. Como componentes más conspicuos de la comunidad destacan el caméfito decumbente *Gaultheria lancifolia* y la herbácea hemicriptofítica *Aegopogon cenchroides*; otras especies importantes son: *Eupatorium pazcuarense, Baccharis glutinosa, Gnaphalium semiamplexicaule, Gnaphalium canescens, Senecio bellidifolius; Andropogon virginicus y Muhlenbergia minutissima.*

Ecológicamente depende de los enclaves xéricos e inclinados, localizados sobre substratos pedregosos y/o arenosos dominados por carbones y cenizas basálticos. Las condiciones de aridez edáfica características de este medio se ven acentuadas por la alta insolación, las heladas invernales y la coloración negra del material; a ello hay que añadir la casi total ausencia de materia orgánica del suelo. Estas condiciones frenan el proceso de sucesión hacia etapas más evolucionadas, las cuales requieren de condiciones edáficas más favorables. Pese a todo, actualmente es posible reconocer la paulatina incorporación, en algunos inventarios de la asociación, de elementos arbustivos y arbóreos como *Eupatorium glabratum, Buddleia cordata, Pinus leiophylla, P. michoacana y Coriaria ruscifolia.* Estos se presentan esporádicamente indicando mejores condiciones edáficas que son aprovechadas por sus propágulos; se reconoce con ello una paulatina tendencia sucesional hacia una comunidad fanerofítica más avanzada, la cual aún no se ha instalado en el cono volcánico.

El actual estado de colonización vegetal del área ocupada por esta asociación difiere notablemente del señalado por Segerstrom (1950), quien únicamente encontró individuos de *Gnaphalium sp. y Eryngium sp.* creciendo sobre los carbones humedecidos de las ventanas del cráter. Las especies características de la asociación son: *Gaultheria lancifolia y Gnaphalium canescens* (que le dan nombre), *Hedyotis cervantesii, Senecio bellidifolius, Cyperus niger y Andropogon virginicus.*

La variabilidad florística que presentan estos pastizales en las inmediaciones de las fumarolas, responde a condiciones microambientales favorecidas por la constante presencia de vapor de agua y cristales de cloruro de amonio (NH_4Cl); se reconoce en estos ambientes la subasociación *Lycopodietosum clavatum,* que en lo florístico tiene como especies diferenciales a *Lycopodium clavatum, Hypericum silenoides* y *Cheilanthes farinosa.* Esta situación se presenta tanto

Tabla 1. Gnaphalio canescentis-Gaulterietum lancifoliae ass. nova.

Altitud (Dm)	277	275	267	264	262	274	273	271	261	259	273	273	275	268	257	266	270	269	274	275	266	255
Inclinación (°)	50	45	45	45	45	30	30	40	30	45	30	30	40	30	40	40	50	35	45	60	50	35
Orientación	W	W	NW	N	NW	SE	NW	NE	N	NW	W	SW	W	SW	S	W	W	W	N	NW	NW	W
Cobertura herbácea (%)	40	70	75	85	75	30	60	30	30	80	20	30	25	40	25	50	30	30	30	40	50	40
Cobertura muscinal (%)	5	10	15	20	50	30	30	20	25	40	40	40	50	5	25	25	20	20	5	5	20	25
Cobertura liquénica (%)	5	–	–	–	–	5	5	5	–	–	5	5	10	5	20	5	–	15	5	10	10	5
Cobertura rocosa (%)	60	30	20	15	20	70	15	60	55	20	70	50	30	60	40	30	60	30	70	60	40	50
Area (m^2)	60	120	50	50	75	50	50	50	75	60	70	100	60	30	10	30	50	50	40	30	20	20
Número de especies	15	15	15	13	20	15	13	7	7	17	12	9	13	10	9	15	24	16	17	16	10	12
Número de relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Características de asociación:																						
Gaultheria lancifolia	3	5	2	8	10	7	7	20	30	5	15	10	5	15	15	2	1	15		5	3	20
Gnaphalium canescens	2	1	2	2	2		3	1		2	1	1	1	3	2	1	1	2	-1			
Senecio bellidifolius	1	1	-1		2	1				2			1	-1		1	1	1		1		
Hedyotis cervantesii	2	1	1	1		2	1	2	1	1			3				-1					
Andropogon virginicus	1	2	5	30	2								2			-1	1		5	10	2	
Cyperus flavus		1	2		1											1	7		10	2	1	
Diferenciales de Lycopodietosum																						
Hypericum silenoides var *silenoides*			-1		1	1								3	7	2	1	-1	1	1	-1	1
Lycopodium clavatum													-1	-1	-1	40	1	7	5	5	45	30
Cheilanthes farinosa													1				2	3	2	2	1	2
Características de unidades superiores y transgresivas:																						
Aegopogon cenchroides	20	60	30	60	60	5	30	10	3	65	5	15	15	20	7	5	10	20	2	2	5	10
Gnaphalium semiamplexicaule		1	1	1	1	3	1	2	1	4	1	1	1	3	5	1	1	1	-1		12	2
Rhynchelytrum roseum	2	2	40	5	1											5	5		1	3	1	
Tagetes coronopifolia	10	1	1	1						1			3			1	3			5		
Bidens odorata	5	4			1	5	5			1												1
Muhlenbergia minutissima	25					10	5						2				8		2	1		
Stellaria sp.	1	1	1	1													2					
Bacopa procumbens					-1	2	1						1			-1	1		2	3		
Eragrostis ciliaris													1				2		7	10		
Buchnera obliqua				2			2															
Festuca myuros						10	15											5				
Vaccinium confertum						1					-1	1										
Pityrogramma sp.														-1	-1			2				
Clethra mexicana																-1		1				2
Euphorbia macropus	1																2					
Calamagrostis sp.					1						1											
Polypodium madrense					1					1												
Asplenium sp.						1																1
Gnaphalium sphacilathum																	2			1		
Pennisetum clandestinum																		-1				2
Villadia batesii																	1	1	1			
Compañeras																						
Eupatorium patzcurense				2	1					2	1			5	2	7	2	3	3	2		6
Baccharis glutinosa	1	1		1	1	2				3	-1				-1	2	1		-1	1		3
Stevia sp.	1	1	1	3	4	3	2	1		7	1	2						3			1	
Pinus montezumae							2		2		2	2										
Pinus leiophylla					2			1				10										
Agave sp.		-1																				
Pinus michoacana					3					3												
Buddleia cordata					-1					2												
Eupatorium glabratum										1		5										
Carex sp.					-1		1															
Buddleia parviflora											-1											

Especies presentes en un solo inventario:
Características de unidades superiores y transgresivas: *Asclepias linaria* 1 en 11; *Canavalia* sp -1 en 3; *Cheilanthes filifolia* -1 en 10; *Draba* sp. -1 en 1; *Eragrostis ciliaris* 8 en 118; *Pernettya ciliata* -1 en 18; *Phylobolus* sp. 2 en 19; *Tagetes filifolia* 3 en 6.
Compañeras: *Centaurium quitense* -1 en 19; *Coriaria ruscifolia* 2 en 9; *Eupatorium rombifolia* 2 en 14; *Pinus leiophylla* -1 en 19; *Salix oxylepis* 1 en 10; *Senecio cinerarioides* 2 en 10.

en el cráter del volcán como en las ventanas de sus laderas, principalmente en la vertiente oeste (confirmar levantamientos 17 al 23, Tabla 1). Llama la atención la ausencia de la subasociación en las fumarolas del contiguo cráter adventicio (Zumpito); ello muy probablemente está relacionado con una temperatura más alta y una mayor concentración de NH_4CL.

Gnaphalio semiamplexicaulis-Aegopogonetum cenchroides ass. nova

(Tabla 2. Levantamiento Tipo: 11)

Pastizal xerófilo y subpionero presente en aquellos lugares pedregosos parcialmente meteorizados del derrame lávico. Se distribuye a modo de pequeños manchones discontinuos ligados a enclaves edáficos donde la meteorización física y química ha favorecido la formación de una capa delgada de suelo que se intercala con la estructura pétrea formada por cascajos de basalto. Esta comunidad alterna con extensas áreas de bloques rocosos desprovistos de vegetación superior y con las comunidades pteridofíticas y fanerofíticas que se describen más adelante. Fisionómicamente se caracteriza por un estrato herbáceo dominante con cobertura media de 45% y un arbustivo abierto y discontinuo; el sustrato pedregoso está parcialmente tapizado por musgos y líquenes que recubren respectivamente un promedio de 25% y 16%. La especie más abundante es *Aegopogon cenchroides,* hemicriptófito cuya presencia se ve favorecida por su alta capacidad de reproducción vegetativa a través de estolones. El resto de las especies de la comunidad aparecen de forma mucho menos abundante; entre ellas se encuentran *Dryopteris rossii, Gnaphalium semiamplexicaule y Pellaea ternifolia.*

Al igual que en la comunidad anterior, el sustrato está conformado por cascajos y arenas gruesas cuyo origen se debe a la alteración *in situ* de la lava. Las características microambientales de este medio son también semejantes al anterior, en ambos casos limitadas por condiciones extremas que ralentizan la sucesión. Pese a ello destaca el menor número de especies por levantamiento -17-, cifra bastante inferior que la promedio de la *Gnaphalio-Gaulterietum lancifoliae* que es de 25. Actualmente en las posiciones de topografía cóncava, depresiones o vaguadas, en donde los procesos de edafogénesis, sedimentación e incorporación de materia orgánica se ven favorecidos, es posible reconocer otro estadio sucesional más evolucionado y que sustituye a este pastizal, y que se aborda más adelante.

Como especies características de la asociación se proponen: *Aegopogon cenchroides, Gnaphalium semiamplexicaule, Dryopteris rossii y Pellaea ternifolia.* La presencia esporádica de especies transgresivas como *Gaultheria lancifolia, Bidens odorata* y compañeras como *Stevia* sp. *Eupatorium glabratum* etc., presentes también en el pastizal del cono, junto con su afinidad ecológica y fisionómica, permitirá su posterior reunión en una unidad sintaxonómica de rango superior. Asimismo, es frecuente la incorporación de otras especies transgresivas saxícolas, fundamentalmente helechos, que aprovechan ambientes particulares del pastizal para incorporase, tales como: *Polypodium madrense, Elaphoglossum pringlei, Cheilanthes farinosa y Cheilanthes kaulfusii.*

Finalmente cabe señalar el enriquecimiento de especies que se da en los levantamientos 1, 2, 3, 4 y 5 (Tabla 2), situación que refleja una mejora en las condiciones edáficas del medio. A este ambiente particular, identificado por la presencia de *Bidens odorata y Stevia* sp., se ha subordinado como variante de *Bidens odorata.*

Estos pastizales primocolonizadores están ausentes en los trabajos de Espinosa (1962) en el Chichinautzin y Rzedowski (1954) en el pedregal de San Angel. Es probable que la mayor antigüedad de las lavas (ca. 2000 años) unida a los procesos de intemperización y edafogénesis acaecidos durante este tiempo ha motivado una evolución de la vegetación hacia estadios más maduros. El último autor propone la posible presencia de una comunidad de helechos que habría evolucionado hacia una comunidad nanofanerofítica y xerófila de *Senecionetum praecoxis.* En el caso del volcán Arenal, Vargas (1985) reconoce un estadio pionero en el cual integra las sucesivas etapas de los

Tabla 2. Gnaphalio semiamplexicaulis-Aegopogonetum cenchroides ass. nova.

Altitud (Dm)	226	228	223	222	221	242	233	234	234	233	230
Inclinación (*)	50	50	5	45	30	5	30	35	20	35	35
Orientación	NW	SE	N	NE	E	E	W	W	NE	NW	SE
Cobertura herbácea (%)	60	50	40	20	70	50	30	45	30	50	60
Cobertura muscinal (%)	40	30	20	25	40	25	15	15	20	30	15
Cobertura liquénica (%)	15	10	15	30	15	10	15	10	15	20	20
Cobertura rocosa (%)	30	40	45	50	20	30	60	50	40	30	15
Area (m2)	70	50	20	10	8	8	10	10	10	15	20
Número de especies	16	17	15	13	15	9	12	7	8	9	12
Número de relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Características de asociación:											
Aegopogon cenchroides	35	30	35	15	60	40	30	40	25	40	60
Gnaphalium semiamplexicaule		2	2	2	1	4	2	2	10	3	10
Dryopteris rossii	2	15	4	3	3	2	-1	2	1	1	5
Pellaea ternifolia	1	1	-1	1	1		1		-1		2
Diferenciales de variante de Bidens odorata:											
Bidens odorata	1	3	2	2	2						
Stevia sp.	2	3	2	1	2						
Características de unidades superiores y transgresivas:											
Cheilanthes farinosa			1		2		1	-1	1	8	-1
Polypodium madrense			-1		1	2	1			1	1
Elaphoglossum pringlei				-1	-1	2	-1				1
Gaultheria lancifolia	1					5	1	20		1	
Cheilanthes kaulfusii	2	2	-1	1							
Bromus carinatus	25	1	2								
Cheilanthes hirsuta	-1	2									
Tagetes coronopifolia	1		1								
Tagetes filifolia	1			1							
Crusea longifolia			1	1							
Cheilanthes sp.					2						2
Rhychelytrum repens							-1			10	
Festuca sp.										1	2
Compañeras:											
Eupatorium glabratum	2				5	3			1	-1	2
Eupatorium patzcuarense	1		1		1						
Baccharis glutinosa					1	2	2				
Buddleia parviflora	1	1									
Buddleia cordata	1	1									
Pinus montezumae		3		1							
Coriaria ruscifolia								1	1		

Especies presentes en un solo inventario.
Características de unidades superiores y transgresivas: *Adiantum raddianum* -1 en 11; *Andropogon virginicus* 1 en 4; *Crotalaria rotundifolia* -1 en 2; *Gnaphalium canescens* 3 en 1; *Hypericum paniculatum* 1 en 4; *Lamouroxia multifida* -1 en 5; *Phlebodium araneosum* 11 en 3; *Phlebodium pseudoaureum* 1 en 11; *Polypodium polypodioides* 1 en 8; *Pityrogramma calomelanos* -1 en 2; *Vulpia myuros* -11 en 3.
Compañeras: *Salvia polystachya* 1 en 9; *Senecio cinerarioides* -1 en 2; *Symphoricarpos microphyllus* -1 en 7; *Wigandia urens* 2 en 2.

vegetales de estructura simple como los helechos y las primeras angiospermas. El carácter efímero y pasajero de estas situaciones se ve favorecido por las condiciones de temperatura y precipitación, lo que ha propiciado un proceso edafogenético acelerado en beneficio de comunidades más maduras y de mayor biomasa que denomina "estadio temprano superior".

Phlebodio araneosae-Elaphoglossetum pringlei ass. nova

(Tabla 3. Levantamiento Tipo: 4)

Comunidad casmofítica presente en las fisuras y repisas de los bloques lávicos heteromórficos que se disponen azarosamente sobre el derrame. Las grietas, oquedades y demás ambientes capaces de retener un poco de polvo y suelo están parcialmente cubiertos por helechos, que son el grupo dominante, y por musgos; la superficie de los bloques pedregosos está parcialmente ocupada por líquenes crustáceos. La cobertura del estrato herbáceo oscila alrededor del 15%, mientras que el muscinal y liquénico cubren un promedio de 30% y 34% respectivamente. El número medio de especies por levantamiento es de 12.

El carácter rupícola de esta comunidad hace que actúe como vegetación pionera de estos medios,

Tabla 3. Phlebodio araneosae-Elaphoglossetum pringlei ass. nova.

Altitud (Dm)	221	226	226	253	234	256	230	250	251
Orientación	N	NW	W	NW	NE	E	NE	S	SE
Cobertura herbácea (%)	10	25	8	20	15	10	10	10	15
Cobertura muscinal (%)	20	70	20	20	60	40	20	25	20
Cobertura liquémica (%)	30	15	20	20	30	10	40	50	50
Cobertura rocosa (%)	60	10	70	60	10	50	60	30	40
Area (m2)	8	20	25	10	10	10	15	12	12
Número de especies	16	20	11	10	11	11	13	9	9
Número de relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Características de asociación:									
Elaphoglossum pringlei	4	3	1	5	2	2	3	5	12
Pellaea ternifolia	2		-1	2	-1	2		1	1
Phlebodium araneosum	-1	2	-1	3	-1		2		
Cheilanthes kaulfusii	-1	2	1	8		2			
Adiantum raddianum			-1	-1	1	-1	-1	-1	
Características de unidades superiores y transgresivas:									
Dryopteris rossii	3	2	4	7	8	3	8	5	6
Cheilanthes farinosa	1	2	2		3	5	1	2	3
Polypodium madrense	2	5	1		1	2	2	3	2
Asplenium praemossum	1	4	1		1	1	2		1
Asplenium monanthes	2	3	-1						
Cheilanthes hirsuta	1	1							
Asplenium sp.				2			1	2	1
Cheilanthes angustifolia				2		1		2	
Woodsia mollis						1			1
Polypodium polypodioides						1	-1		
Compañeras:									
Gnaphalium semiamplexicaule	-1	-1		1	6		-1		-1
Crusea longifolia	2	-1							
Dryopteris sp.		2	1						
Bidens odorata					-1		-1		
Aegopogon cenchroides							2	-1	

Especies presentes en un solo inventario:
Características de unidades superiores y transgresivas: *Argyochosina incana* 1 en 2; *Calamagrostis* sp. 1 en 2; *Cheilanthes* sp. 1 en 2; *Dryopteris cinnamomea* 1 en 1; *Gaultheria lancifolia* 5 en 4.
Compañeras: *Eupatorium glabratum*. -1 en 7; *Eupatorium pazcuarense* 1 en 2; *Fuchsia microphylla* -1 en 5; *Lamourouxia multifida* 1 en 1; *Peperomia quadrifolia* 1 en 2; *Tagetes coronopifolia* 2 en 1; *Tagetes filifolia* 11 en 2; *Valeriana robertianifolia* 1 en 2; *Vulpia myuros* 1 en 1.

ubicándose sobre superficies de diferentes pendientes tanto verticales, inclinadas o casi planas. Esto da lugar a una variada gama de microambientes luminosos que son ocupados tanto por especies esciófilas como heliófilas. Entre las primeras destacan *Asplenium praemossum, Phlebodium araneosum, Adiantum raddianum;* como heliófilas más representativas están: *Dryopteris rossii y Pellaea ternifolia.* Se nota además la presencia de especies muscinales como *Leptodontium flexifolium, Campylopus pilifer y Pogonatum subflexuosum.* Se observó que las condiciones nemorales propiciadas por las umbrías de los bloques pedregosos favorecen la incorporación de especies en la comunidad. Dicha situación es patente en los inventarios 1 y 2 (Tabla 3).

A partir del análisis florístico de los inventarios efectuados se seleccionaron como especies características de la asociación las siguientes: *Phlebodium araneosum, Elaphoglossum pringlei, Pellaea ternifolia, Adiantum raddianum y Cheilanthes kaulfusii.*

Cabe señalar que fue en estos ambientes rocosos donde Eggler (1948 y 1959) dio a conocer las primeras referencias de la colonización vegetal en los flujos lávicos, al señalar la presencia de líquenes crustáceos, algas, musgos y helechos. Las especies que registró fueron: *Physocomitrium sp., Adiantum poireti, Cystopteris fragilis y Pityrogramma tartarica.*

Desde el punto de vista sucesional, esta comunidad pionera puede actuar en condiciones geomorfológicas favorables como estadio previo de los pastizales de la *Gnaphalio-Aegopogonetum cenchroides;* esta situación se ve favorecida por la intemperización y disgregación de la roca expuesta directamente a los agentes atmosféricos, lo cual acontece preferentemente sobre las superficies rocosas de moderada pendiente. En situaciones particulares esta comunidad pteridófita ha sido invadida por la comunidad preforestal que a continuación se describe. En los bloques donde existe esta superficie forestal persisten buena parte de los componentes de la comunidad pteridófita, mientras que en la superficie donde se ha producido una acumulación de suelo, se han ido estableciendo especies herbáceas primero, y arbóreas y arbustivas después.

Buddleio cordatae-Coriaretum ruscifoliae ass. nova

(Tabla 4. Levantamiento Tipo: 2)

Matorral denso dominado por nanofanerófitos arbustivos característico de las depresiones y microvaguadas del derrame lávico en donde se ha formado un suelo más evolucionado. Fisionómicamente presenta un aspecto enmarañado y compacto dado fundamentalmente por la proliferación de *Coriaria ruscifolia,* entre la cual sobresalen algunos individuos arbóreos de las especies *Buddleia cordata, B. parviflora, Pinus montezumae y P. leiophylla* fundamentalmente. El suelo está cubierto por abundante materia orgánica, entre la que se entremezclan una dilatada diversidad de herbáceas y algunos musgos. Desde el punto de vista estructural se diferencian cuatro estratos con las siguientes coberturas promedio: el muscinal 40%, el herbáceo 30%, el arbustivo 80% y el arbóreo 40%. El promedio de especies de la asociación es 22, cifra considerablemente más elevada que las referidas para las asociaciones anteriores.

En los enclaves de topografía cóncava, donde se localiza preferentemente, existe una considerable acumulación de cenizas, materia orgánica y coluvios, que favorece una rápida edafogénesis y consiguiente colonización. Las condiciones nemorales de esta comunidad permiten la incorporación o permanencia de especies humícolas y esciófilas en su sotobosque, fundamentalmente helechos; buena parte de ellos proceden de la *Phlebodio-Elaphoglossetum pringlei.* Como especies características de la asociación se proponen: *Buddleia cordata, Coriaria ruscifolia, Baccharis glutinosa, Polyopdium madrense y Peperomia quadrifolia.* En los enclaves más bajos y templados de la vertiente occidental del derrame, se reconoce la incorporación de un paquete de especies como *Fuchsia fulgens, Valeriana sp., Heliopsis annua y Tagetes filifolia,* que actúan como diferenciales de la subasociación *fuchsietosum fulgentis,* propia de enclaves más termófilos (Tipo: Levantamiento10, Tabla 4).

Desde el punto de vista sucesional la asociación se ubica como un estadio preforestal que actúa como etapa evolutiva previa a los bosques mixtos de pino-encino, los cuales constituyen la vegetación potencial del territorio circundante. A modo de referencia testimonial presentamos seguidamente un levantamiento efectuado en el bosque de las inmediaciones del derrame lávico oriental; hay que apuntar que, como la mayoría de las masas forestales de los alrededores, presenta síntomas de manejo silvícola, con la consiguiente modificación florística y fisionómica.

Levantamiento efectuado entre Patzingo y el derrame lávico: Coordenadas: 19° 29' Norte y 102° 12' Oeste; altitud: 2380 m; orientación S; inclinación 3°; área: 200 m; cobertura arbórea 80%; cobertura arbustiva 70%; cobertura herbácea 40%. Relación de especies: *Pinus pseudostrobus* 60; *Pinus leiophylla* 20; *Pinus moctezumae* 5; *Quercus crassipes* 5; *Aegopogon chenchroides* 15; *Crataegus pubescens* 3; *Arbutus glandulosa* 1; *Eupatorium glabratum* 60; *Fuchsia* sp. 8; *Festuca amplissima* 5; *Senecio tolucanus* 2; *Baccharis* sp. 10; Gramínea sp. 20; *Muhlenbergia macroura* 2; *Pteridium aquilinum* 1; *Alchemilla procumbens* 5; *Acaena elongata* 3; *Trifolium* 'flor blanca' 1; *Trisetum* sp. -1; *Richardia* sp. 2; *Commelina* sp. -1; *Gentianella* sp. -1; *Geranium seemannii* 3; *Physalis* sp. 1; *Crotalaria* sp. -1; *Lopezia* sp. 3; *Desmodium* sp. -1; *Salvia mexicana* 3; *Stellaria cuspidata* 1; *Senecio cinerarioides* 2; *Eupatorium* sp. 2; *Valeriana* sp. 2; *Orchis* sp1 -1; *Orchis* sp2 -1. (2340 m).

Para un correcto conocimiento e interpretación de la potencialidad forestal del territorio circundante,

Tabla 4. Buddleio cordatae-Coriarietum ruscifoliae ass. nova.

Altitud (Dm)	254	243	235	236	234	233	232	230	226	223	228	227	224	230	228
Inclinación (°)	5	5	0	30	0	15	0	35	5	0	5	3	35	5	15
Orientación	SE	NW	S	SW	–	SW	–	SE	W	–	W	S	NW	W	W
Cobertura arbórea (%)	90	70	70	60	40	30	80	–	10	25	65	40	25	25	30
Cobertura arbusiva (%)	25	100	1100	50	80	80	70	100	100	100	90	75	85	90	100
Cobertura herbácea (%)	15	30	20	20	10	20	20	90	40	15	15	35	60	50	10
Cobertura muscinal (%)	5	60	50	60	30	50	20	25	60	80	25	20	20	30	40
Cobertura liquénica (%)	20	10	10	5	5	20	5	5	10	5	10	110	5	5	5
Cobertura desnuda (%)	70	20	30	30	10	20	30	5	20	20	25	25	10	15	15
Area (m^2)	50	80	60	115	20	20	200	20	70	60	80	40	60	100	100
Número de especies	22	24	19	116	20	15	25	10	25	26	24	28	23	27	16
Número de relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Característica de asociación:															
Buddleia cordata	24	40	60	60	20	30	60	20	10	15	60	40	20	5	30
Coriaria ruscifolia	15	80	70	30	70	60	50	80	80	70	80	70	80	80	90
Polypodium madrens	5	10	10	10	2	2			30	8	8	25	50	40	
Baccharis glutinosa	3	10	2	3	15		30		1	1	1	1		5	5
Peperomia quadrifolia	8	20	5								2			3	
Diferenciales de fuchsietosum fulgentis:															
Fuchsia fulgens										50	10	2	5	5	10
Heliopsis annua									3		2	2	2	5	3
Tagetes filifolia	1									2		2	2	1	1
Crusea longifolia									5	2	2			10	1
Características de unidades superiores y transgresivas:															
Asplenium praemossum	1	1	5	1	2	2			3	2	1	5	1	4	
Dryopteris rossi	3		10	10	3	3	-1	2	1	-1		1	-1	2	
Phlebodium araneosum	5	3	1		1	1	5		2		2		2	1	
Pinus montezumae	60	10	10		10		20	2	2		8		10	10	
Adiantum raddianum	1	3	2		2		2		2	3	1		5	2	
Pellaea ternifolia			2	1	1	1		1	1		1	1	-1	1	
Cheilanthes farinosa	5	5		5	5	1	1		2	1	1				
Eupatorium patzcurense	10						5		5	2		3	5	4	5
Asplenium sp.	3	5	1	-1		1	2				-1				
Stellaria cuspidata		5	3	2		1	3							1	
Stevia sp.			1				-1			5	3				5
Cystopteris fragilis	1											1		1	1
Phlebvodium pseudoaureum		2					2			-1					1
Clethra mexicana	2	5			10							5			
Stevia ovata var ovata		20	30	25	8	30		3							
Pinus leiophylla		30			10		20		3	10		3			
Cheilanthes kaulfusii									3	-1	5			3	1
Asplenium monanthes									3	1	2	3	1		2
Senecio cinerarioides										1		2	1	2	2
Cheilanthes hirsuta										-1			2	2	2
Buddleia parviflora									7	10	5			15	
Eupatorium glabratum									10			3		5	
Solanum nigrescens		3								2					
Fuchsia microphylla		10					5								
Cheilanthes angustifolia		3		2											
Cheilanthes lendigera			5			2									
Salix oxylepis					5		3					2			
Peperomia hispidula									10			5			
Pellaea ovata									2			2			
Cheilanthes cuneata										1			2		
Solanum lanceolatum											2			10	
Arctostaphyllos discolor												2	5		
Compañeras:															
Aegopogon cenchroides	1	3	10	3	3	10	3	80		2	5		10	8	
Gnaphalium semiamplexicaule	1	1	2	1	1	4	5	5	3			1	3	2	
Bidens odorata							2			5	2	1	5		
Festuca sp.		1		1			-1	1							
Cheilanthes bonariensis		2		1							2		-1		
Geranium sp.		5			-1		15								
Bromus sp.			5			5						1		-1	
Gaultheria lancifolia	2				5										
Polypodium polypodioides							5	5							
Valeriana robertianifolia									3			2			
Gnaphalium canescens										3	1				

Especies presentes en un solo inventario:

Características de unidades superiores y transgresivas: *Arbutus xalapensis* 5 en 7; *Arenaria lanuginosa* 1 en 13; *Bromus* sp. 2 en 1; *Cornus excelsa* 5 en 9; *Dryopteris* sp. 2 en 12; *Penstemon* sp. -1 en 1; *Lamourouxia multifida* 11 en 10; *Prunus brachybotrya* 5 en 9; *Senecio sanguisorbae* 5 en 7; *Stevia* sp. 5 en 12; *Verbena teucrifolia* -11 en 11; *Wigandia urens* 1 en 15.

Compañeras: *Asclepias linaria* 1 en 12; *Muhlenbergia* sp. 1 en 5; *Pteridium aquilinum* 1 en 7.

Tabla 5. Número de especies registradas en los distintos muestreos efectuados en el derrame y cono del volcán Paricutín.

Referencia	Nº total de especies	Nº de especies en el cono
Eggler (1948)	0	-
Segerstrom (1950)	4	-
Eggler (1959)	33	4
Beaman (1960)	13	-
Segerstrom (1960)	2	2
Eggler (1963)	-	20
Rejmanek et al. (1982)	39	-
Este estudio	114	55

es necesario llevar a cabo nuevos levantamientos de vegetación que permitan discernir las correlaciones entre los distintos tipos de bosques y los factores del medio, fundamentalmente edáficos, bioclimáticos y antrópicos.

Análisis de la flora. Con base en las tablas fitosociológicas se ha cuantificado la riqueza florística de la zona de estudio. El total de la flora vascular (*Pteridophyta y Spermatophyta*) asciende a 114 especies, incluidas en 35 familias. Hay que señalar que ambos valores son susceptibles de modificaciones al alza por dos motivos: el primero se debe a que nuestros objetivos no incluían la elaboración de un catálogo de la flora actual del área de estudio, lo cual requeriría una estrategia de muestreo diferente; el segundo está relacionado con la contínua incorporación de propágulos procedentes del exterior de la zona trabajada, muchos de los cuales pueden constituir nuevos registros. Este proceso de reintroducción ha sido destacado por Rzedowski (1954) y

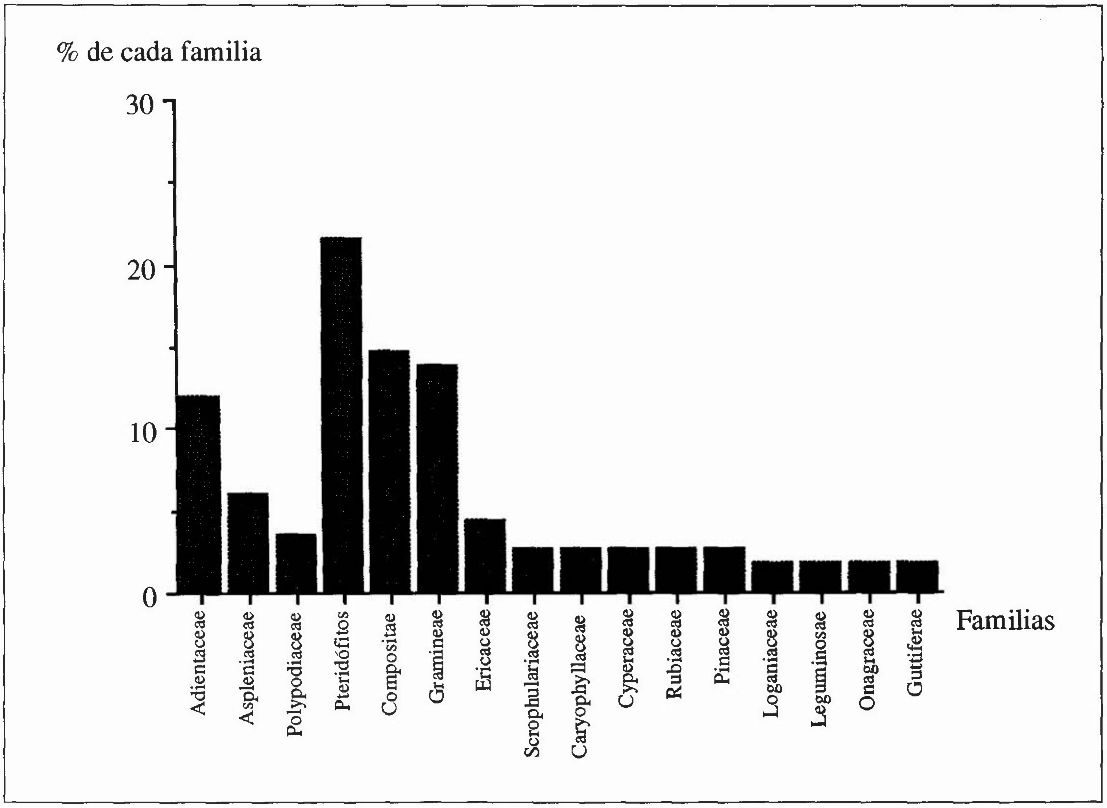

Figura 3. Familias más representativas de la flora del cono y malpaís del volcán Paricutín.

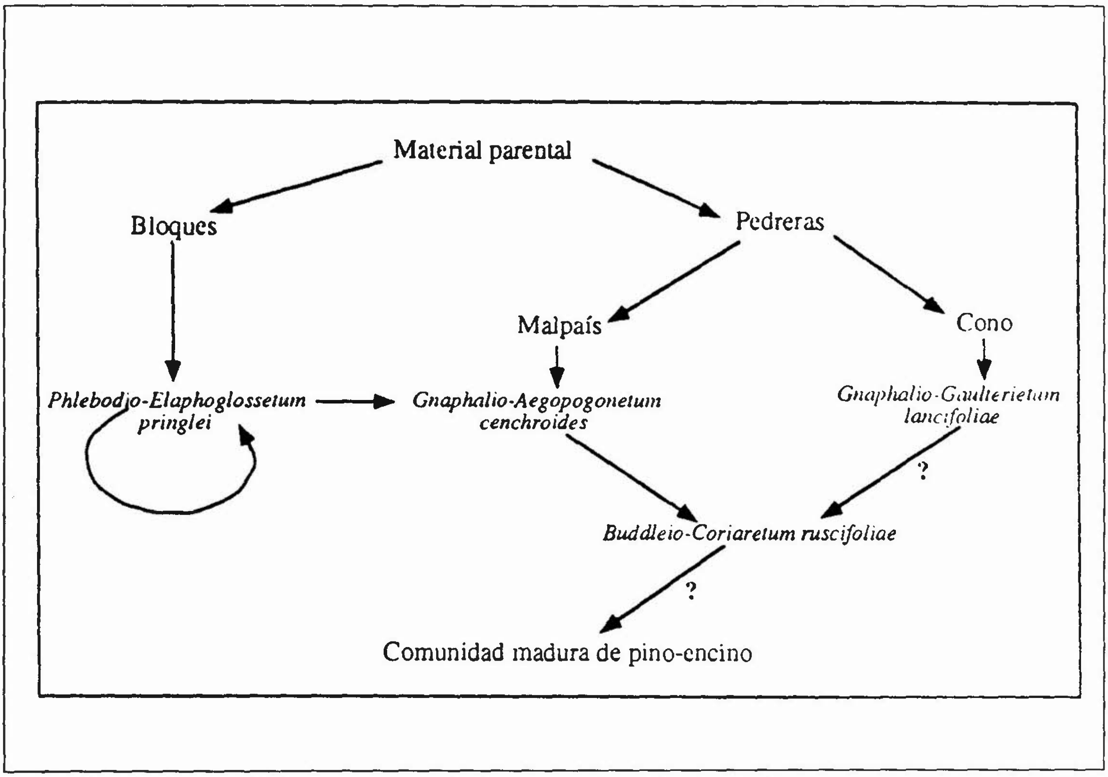
Material parental
Bloques
Pedreras
Malpaís
Cono
Phlebodio-Elaphoglossetum pringlei
Gnaphalio-Aegopogonetum cenchroides
Gnaphalio-Gaulterietum lancifoliae
?
Buddleio-Coriaretum ruscifoliae
?
Comunidad madura de pino-encino

Figura 4. Modelo predictivo propuesto de la secuencia dinámica de las asociaciones vegetales del volcán Paricutín.

Valiente-Banuet & De Luna (1990) en el derrame lávico denominado Pedregal de San Angel.

A lo largo de los últimos 53 años el número de especies que ha ido colonizando los diferentes ambientes del volcán se ha incrementado notablemente. El proceso de meteorización de lavas y piroclastos ha favorecido las condiciones de colonización de los hábitats, lo que se manifiesta en una continua incorporación de especies nuevas. En la tabla 5 se muestra la evolución del número de especies registrada en estas últimas décadas en el cono y malpaís del volcán Paricutín.

A partir de la información florística por nosotros recopilada se ha elaborado un histograma de frecuencias relativas, el cual refleja la contribución de las familias al total de la flora registrada en la zona de estudio (Figura 3).

Cabe señalar que dentro del grupo de los pteridófitos las familias más representativas fueron las aspleniáceas, las adiantáceas y las polipodiáceas, en ese orden de importancia. Si se consideran conjuntamente, este grupo contribuiría al total de la flora con 25 especies, cifra que representa cerca del 22% del total, agrupadas en 9 géneros. Las compuestas y las gramíneas aportaron 16 y 15 especies agrupadas en 8 y 12 géneros respectivamente. La contribución del resto de las familias representadas es notablemente inferior.

En cuanto a la participación de las familias en cada una de las comunidades, la información obtenida arroja los siguientes resultados: para la *Gnaphalio-Gaulterietum lancifoliae* las compuestas contribuyen con un 22.6%, las gramíneas con un 18.8% y el grupo de los pteridófitos con un 13.2; con menor frecuencia están las cariofiláceas, pináceas, ericáceas, etc.

En los pastizales de la *Gnaphalio-Aegopogonetum cenchroides* destaca un mayor peso del grupo de los pteridófitos con respecto a la comunidad anterior, alcanzando una frecuencia del 35.5%, en tanto que compuestas y gramíneas alcanzan una frecuencia del 24.4% y 13.3% respectivamente. El resto de las familias (loganiáceas, valerianáceas, leguminosas, labiadas, gutíferas, etc.) contribuye con una muy baja frecuencia.

En la asociación *Phlebodio-Elaphoglossetum pringlei,* el grupo de los pteridófitos es de nuevo el mejor representado con un 55.9%. Compuestas (17.6%) y gramíneas (8.8%) le siguieron en importancia; otras familias pobremente representadas en esta comunidad fueron las piperáceas, onagráceas y ericáceas.

Finalmente en la comunidad preforestal de la *Buddleio-Coriarietum ruscifoliae,* nuevamente el grupo de los pteridófitos fue el más representativo al aportar el 29.1% de las especies, seguido de las compuestas (16.7%) y las gramíneas (8.3%); ericáceas, pináceas, piperáceas, onagráceas y solanáceas fueron familias que contribuyeron con frecuencias muy bajas.

Discusión

La heterogénea alternancia de hábitats presente a lo largo del malpaís y cono del volcán Paricutín ha favorecido que en la actualidad se presenten distintos estadios de desarrollo de colonización vegetal. Los hábitats reconocidos son ocupados por diferentes comunidades vegetales, identificadas con grupos de inventarios que se corresponden con los diferentes sintaxones aquí propuestos. Estas comunidades presentan entre sí, y con la comunidad forestal vecina, una particular relación sucesional basada en la modificación de las condiciones del medio donde se localizan, y en la paulatina sustitución de especies indicadoras de unas condiciones ecológicas particulares (cenobiontes). En la figura 4 se esquematiza el modelo sucesional propuesto, y que ha sido elaborado a partir del análisis e interpretación de los datos presentados en este trabajo. En ella se indica el sentido evolutivo que cabe esperar en el comportamiento sucesional de cada una de las comunidades reconocidas en los diferentes ambientes que se presentan en la zona estudiada.

Se propone que a medida que las condiciones del medio se tornan más favorables (v.gr. mayor desarrollo de suelo), las comunidades pioneras tienden a ser desplazadas por otras más complejas y de mayor biomasa y cuyo estadio más avanzado se corresponde actualmente con la asociación *Buddleio-Coriarietum ruscifoliae.* Se espera que esta comunidad preforestal con el paso del tiempo se dirija hacia la etapa climácica de la vegetación del territorio circundante, representada por el bosque de pino-encino. Este tipo de cobertura vegetal es el característico del bioclima Tropical-pluviestacional (Trps), con termotipo mesotropical y ombrotipo húmedo y puntualmente hiperhúmedo.

El grupo de los pteridófitos (en especial las familias de las aspleniáceas y las adiantáceas) es el que posee una distribución más ubicua en los diferentes hábitats estudiados, con excepción de los pastizales xerófilos del cono cinerítico, dominado florísticamente por las gramíneas. Las compuestas y gramíneas están ampliamente representadas en todas las comunidades salvo en la saxícola, la cual se caracteriza por el predominio de las diferentes familias de pteridófitos. Hay que destacar finalmente el incremento de la riqueza florística que se ha producido en los últimos decenios.

Agradecimientos

El presente trabajo fue realizado gracias a la ayuda económica brindada por la International Fundation for Science (proyecto D/2540-I) y la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM (proyectos IN209094 e IN101196). Agradecemos la colaboración prestada por Ernesto Velázquez y por Bertha Rodríguez para la determinación de los pteridófitos y de las gramíneas, respectivamente; a Fernando Guevara su disposición para resolver la determinación del material dudoso, y a Zenón Cano-Santana, Jorge Meave y dos árbitros anónimos sus comentarios y sugerencias aportadas en la revisión del manuscrito.

Literatura citada

Armesto J., S. Pickett & MC Donnell. 1991. Spatial heterogeneity during succession: a cyclic model of invasion and exclusion. en: J.Kalosa y S.T. Pickett (eds.). *Ecological heterogeneity.* Springer Verlag, New York.

Alcaraz, F. 1993. Bioclimate: Un programa informático para la automatización de análisis bioclimáticos. XIII Jornadas de Fitosociología. Lisboa, Portugal.

Beaman, H. 1960.Vascular plants on the cinder cone of Paricutín volcano in 1958. Rhodora 62: 175-186.

Beltrán, M. E. 1994. Colonización vegetal y condiciones climáticas en los volcanes históricos de Tenerife (I. Canarias). Anais do Instituto Superior de Agronomía 44: 416-430.

Braun Blanquet, J. 1979. *Fitosociología: bases para el estudio de las comunidades vegetales.* Ed. H. Blume, Madrid.

Cano Santana, Z. & J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: El caso del Xitle. Ciencias 41: 58-68.

Connell, J.& O Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. American Naturalist 98: 1119-1144.

Davidse. G., M. Sousa & S. Knapp. 1995. *Flora Mesoamericana,* Vol. 1. *Psilotataceae a Salviniaceae.* Inst. de Biología, UNAM, México.

Drury, H. & C. Nisbet. 1973. Succesion. Journal of the Arnold Arboretum 54: 331-369.

Eggler, A. 1941. Primary succession on volcanic deposits in southern Idaho. Ecologcal Monographs 3:277-298.

Eggler, A. 1948. Plant communities in the vicinity of the volcano El Paricutín, México, after two and a half years of eruption. Ecology 29: 415-436.

Eggler, A. 1959. Manner of invasion of volcanic deposits by plants with further evidence from Paricutín and Jorullo. Ecological Monographs 23: 267-284.

Eggler, A. 1963. Plant life of Paricutín volcano, México eight years after activity ceased. American Midland Naturalist 69: 38-68.

Espinosa, J. 1962. Vegetación de una corriente de lava de formación reciente, localizada en el declive meridional de la sierra Chichinautzin. Boletín de la Sociedad Botánica de México 27: 67-126

García, E. 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana).* Inst. de Geografía UNAM, México.

Griggs, F. 1933. The colonizacion of the Katmai ash, a new and inorganic soil. American Journal of Botany 20: 92-113.

Grishin, S.; Del Moral, R.; Kreston, P. V. & V. P. Verkholat 1996. Succesion following the catastrophic eruption of Ksudach volcano (Kamchatka, 1907). Vegetatio 127: 129-153.

Hill, M. 1979. Twinspan - *A fortran program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging.* Cornell University, Ithaca, New York.

Inegi. 1985. *Síntesis geográfica del Edo. de Michoacan, Mex.* Secretaría de Programación y Presupuesto, México D.F..

Izco, J. 1981. Aportación de la botánica española a las ciencias de la vegetación. Anales del Jardín Botánico de Madrid, 37: 373-391.

Izco, J. & M. del Arco. 1988. Código de nomenclatura fitosociológica. 2ª Edición. Opuscula Botanica Pharmaceutica Complutensis 4: 5-74.

Krebs, J. 1978. *Ecología: estudio de la distribución y la abundancia.* Editorial. Harla, México.

Labat, N. 1985. Estudio bioclimático del estado de Michoacán, México, según la clasificación de Bagnouls-Gaussen. Trace 8: 36-45.

Lowdermilk, C. 1947. Erosional phenomena associated with volcanic eruption of Paricutín. México. Transaction of American Geophysical Union 28: 269-270.

Luhr, T. F. & T. Simkin 1993. *Paricutín. The volcano born in a Mexican cornfield.* Geoscience Press, Smithsonian Institution, Phoenix, Arizona.

McVaugh, R. 1909. *Flora Novo-Galiciana: A descriptive account of the vascular plants of western México.* University of Michigan Press, Ann Arbor Michigan. 16 vols.

Michel, J. & J. Beitel. 1988. Pteridophyta flora of Oaxaca, Mex. Memoirs of the New York Botanical Garden 46: 1-568.

Rees, D. 1979. Effects of the eruption of Paricutin Volcano on landforms, vegetation, and human occupancy, págs. 250-292 *en:* Volcanic activity and human ecology. Academic Press, San Diego.

Rejmanek, M.; R. Haagerova & J. Haager. 1982. Progress of plant succesion on the Paricutín volcano: 25 years after activity ceased. American Midland Naturalist 108:194-198

Rivas-Martínez, S. 1995. Clasificación bioclimática de la Tierra. Folia Botanica Matritensis 16: 1-29.

Rivas-Martinez, S., W. Wildpret, N. Del Arco, O. Rodríguez, L. Pérez, O. García, R. Acebedos, E. Díaz & G. Fernández. 1993. Las comunidades vegetales de la isla de Tenerife (Islas Canarias). Itinerea Geobotanica 7: 169-374.

Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Angel (Distrito Federal, México). Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N. 8: 54-129.

Rzedowski, J. & G. Rzedowski. 1979. *Flora Fanerogámica del Valle de México.* Vol 1. Editorial Continental, México.

Rzedowski, J. & G. Rzedowski. 1985. *Flora Fanerogámica del Valle de México.* Vol II. Dicotyledoneae. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN Instituto de Ecología, México.

Rzedowski, J. & G. Rzedowski. 1990. *Flora Fanerogámica del Valle de México.* Vol. III. Editorial Instituto de Ecología, Mich. México.

Salamanca, S. 1991. *The vegetation of the páramo and its dynamics in the volcanic masif Ruiz-Tolima (Cordillera Central, Colombia).* Tesis Doctoral. Universidad de Amsterdam, Amsterdam.

Segerstrom, K. 1950. Erosion studies at Paricutín volcano, State of Michoacán, México. U. S. Geological Survey Bulletin 965 A: 1-164.

Segerstrom, K. 1960. Erosion and related phenomena at Paricutín volcano in 1957. Geological Survey Bulletin 1104 A: 1-18.

Segerstrom, K. & C. Gutiérrez. 1947. Activity of Paricutin Volcano from May 4 to September 18, 1946. Transactions of American Geophysical Union 28: 559-566.

Smith, A. 1981. Flora of Chiapas. Part 2: Pteridophytes. Ed. Breedlove.

Valiente-Banuet, A. & E. de Luna 1990. Una lista florística actualizada para la reserva del Pedregal de San Angel, México D.F. Acta Botánica Mexicana 9: 13-30.

Vargas, G. 1985. La sucesión vegetal primaria en una región de vulcanismo reciente en el volcán Arenal y sus alrededores, Costa Rica. Revista de Biología Tropical 33: 171-183.

Walter, H. 1985. *Vegetation of the Earth and Ecologycal Syistems of the Geobiosphere.* Springer-Verlag, Berlín.

Werger, M. J. 1974. On concepts and techniques applied in the Zurich-Montpellier metod of vegetation survey. Bothalia 11: 309-323

Westhooff, V & E. Van der Maarel. 1973. The Braun-Blanquet approach. págs. 287-399 *en:* H. Whittaker (ed.) *Ordination and Classification of Communities.* Dr. W. Junk, La Haya.

Yarza, E. 1992. *Volcanes de México. Instituto de Geografía.* Editorial UNAM, México.